DAS KÖRPEREPITHEL VON HELIX POMATIA L.

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT MARBURG

VORGELEGT

VON

FRANZ BURKHARDT
AUS DRAMBURG IN POMMERN

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

MIT 16 FIGUREN IM TEXT

MARBURG
1916

Von der philosophischen Fakultät als Dissertation angenommen
Tag der mündlichen Prüfung: 8. Juli 1914
Berichterstatter: Geh. Regierungsrat Professor Dr. KORSCHELT.

Anordnung des Stoffes.

Seite

Einleitung und Literatur 4
Methodik 5
Untersuchungen:
Der histologische Bau des Integuments in den einzelnen Körperregionen . 6
I. Das Epithel des Eingeweidesackes 6
II. Das Epithel des Mantels 8
1. Das Lungendach 8
2. Das Drüsenpolster 9
3. Die Mantelrinne 9
4. Der Mantelwulst 11
Schleimdrüsen 11
Kalkdrüsen 14
5. Die Abscheidung der Schalensubstanzen 15
III. Das Epithel des Fußes 17
1. Der Fußrücken 17
2. Die Fußsohle 21
IV. Der histologische Bau der Fußdrüse 21
1. Der Ausführungskanal 22
2. Die Drüsenelemente 24
a. Die »ventrale« Drüse 24
b. Die »dorsale« Drüse 26

Einleitung und Literatur.

Die vorliegende Arbeit soll sich in die Reihe der in Marburg vorgenommenen Untersuchungen über die Morphologie der Weinbergschnecke (*Helix pomatia*) einfügen und eine zusammenhängende Darstellung der Körperdecke geben. Von der Untersuchung der Schale wurde abgesehen, da diese von anderer Seite gegeben werden wird. Andererseits wurden nur die im Körperepithel auftretenden niederen Sinnesorgane in den Kreis der Betrachtung gezogen, während die als höher stehende Sinnesorgane geltenden Augen, Fühler und Mundlappen einer eigens hierauf gerichteten Untersuchung vorbehalten sind.

Die Literatur über das Körperepithel von *Helix pomatia* ist nicht umfangreich. Außer der Arbeit von Leydig »Die Hautdecke und Schale der Gastropoden, nebst einer Übersicht der einheimischen Limacinen« ist das Körperepithel im Zusammenhange nicht dargestellt worden. Besonderes Interesse hat bei den verschiedenen Forschern von jeher der Mantel wegen seiner großen Bedeutung für die Bildung der Schale erregt. Es sind hier besonders die Arbeiten von Moynier de Villepoix »Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques« und von Biedermann »Untersuchungen über Bau und Entstehung der Muschel- und Schneckenschalen« zu nennen. Beide Arbeiten enthalten eine Darstellung des Mantels und der Modifikationen seines Epithels, wie sie für die Bildung der einzelnen Schalenschichten in Frage kommen. Neben diesen genannten Untersuchungen finden sich zahlreiche kürzere Angaben in den Arbeiten von Semper, Nalepa, Nüsslin, Pelseneer und anderen. Der spiralig gewundene Eingeweidesack war bisher nicht untersucht worden, und auch die auf die Histologie des Fußes gerichteten Untersuchungen beschränken sich meist auf die dort vorkommenden Drüsen.

Hinsichtlich des Vorkommens der über den ganzen Fuß verstreuten einzelligen Sinneszellen sind hauptsächlich die Arbeiten von Boll »Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus«, ferner die grundlegenden Arbeiten von Flemming »Die haaretragenden

Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken« und »Untersuchung über Sinnesepithelien der Mollusken«, und schließlich die von SIMROTH »Die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichtiere« zu nennen.

Über den histologischen Bau der Fußdrüse gibt ANDRÉ in seiner Arbeit »Recherches sur la glande pédieuse des Pulmonés« eine eingehende Darstellung, die sich auf eine größere Anzahl von Spezies erstreckt. Seine Arbeit enthält eine Übersicht der dieses Organ betreffenden Literatur, weshalb ich hier nicht darauf einzugehen brauche.

Methodik.

Die zu vorliegender Arbeit verwandten Weinbergschnecken stammten aus der Umgebung von Marburg. Die zur Konservierung bestimmten Tiere wurden vorher durch mehrstündiges Einlegen in eine 1%ige Cocainlösung betäubt, um die durch die Kontraktion der Muskeln bei der Konservierung entstehende Kräuselung und Faltenbildung zu vermeiden, die leicht zu Täuschungen führen können. An Stelle der Cocainlösung erwies sich auch eine schwache Hydroxylaminlösung als brauchbar. Von den so betäubten Tieren wurden kleine Stücke herausgeschnitten und in Konservierungsflüssigkeit gebracht. Als solche diente besonders ZENKERsche Flüssigkeit, daneben wurde auch Sublimat-Eisessig, und überall dort, wo es auf die Erhaltung von Kalk ankam, reines Sublimat angewandt. Nach mehrstündigem Einwirken wurden die Stücke gut gewässert und darauf durch 40%igen Alkohol in 60%ige alkoholische Jodlösung gebracht. Hierin blieben sie mehrere Stunden und wurden dann schnell durch konzentriertere Alkohole in Chloroform übergeführt, das mehrmals gewechselt wurde. Chloroform gab im allgemeinen günstigere Resultate als Xylol, das wegen seiner härtenden Eigenschaft oft störend wirkte. Es folgte darauf die Überführung des Materials in Paraffin, wo es je nach der Größe ½—2 Stunden verblieb. Die so eingebetteten Stücke wurden in Schnitte von 3—15 μ Dicke zerlegt und mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN und DELAFIELD, Methylenblau, Hämalaun, Hämatoxylin-Eosin und Mallory gefärbt. Um brauchbare Übersichtsbilder zu gewinnen, wurden mit Vorteil junge Schnecken im Alter von wenigen Wochen oder Monaten ganz eingebettet und geschnitten.

Der histologische Bau des Integuments in den einzelnen Körperregionen.

I. Das Epithel des Eingeweidesackes.

Der Eingeweidesack von *Helix pomatia*, der von der Schale völlig umgeben und ihren Windungen folgend spiralig aufgerollt ist, wird von einem einschichtigen Epithel bedeckt, dessen Zellen zylindrische Form besitzen. Die ovalen Kerne der Zellen sind, wie Fig. 1 zeigt, mehr basalwärts gelegen. Auf der Außenseite wird das Epithel von einem zarten Bürstensaum (Fig. 1 *bsts*) bedeckt, dessen Flimmern in je einem im distalen Teile der Zelle liegenden Basalkörperchen wurzeln, während eine kräftigere Basalmembran auf der Innenseite das Epithel gegen das Bindegewebe hin abgrenzt.

Mit der Basalmembran sehr eng verbunden erscheint eine unter dem Epithel gelegene Muskelschicht (Fig. 1 *lm*), die in den verschiedenen Regionen des Eingeweidesackes eine ungleiche Stärke aufweist. Fig. 2 stellt einen Querschnitt durch eine Windung des Eingeweidesackes dar und läßt erkennen, daß die an der inneren, der Spindel der Schale zugekehrten Seite gelegene Muskelschicht (Fig. 2 *im*) eine etwa doppelte Stärke besitzt als die auf der Außenseite, unmittelbar unter der Schale gelegene Muskulatur (Fig. 2 *am*). Die auf dem Schnitte in Fig. 2 längs getroffenen Muskelfasern (*lm*) schließen sich zu einem festen Muskelschlauche unter dem Epithel zusammen und treten zu einem lockeren Gefüge nur an der Stelle auseinander, die sich der Schalennaht eng anpaßt und schon außen an dem Eingeweidesack als wulstartige Verdickung deutlich zu erkennen ist. Diese längs der Windungsrichtung des Eingeweidesackes verlaufende Verdickung möchte ich als Eingeweidesackleiste bezeichnen (Fig. 2 *esl*). Sie wird hauptsächlich durch Muskelzüge hervorgerufen, die unter dem Epithel in der Richtung der Eingeweidesackwindungen verlaufen und auf dem Schnitt in Fig. 2 quer durchschnitten sind (Fig. 2 *qm*). Diese senkrecht zueinander verlaufenden Muskelbündel greifen geflechtartig ineinander und geben der Eingeweidesackleiste eine gewisse Festigkeit, wodurch der ganze Eingeweidesack eine Versteifung erhält.

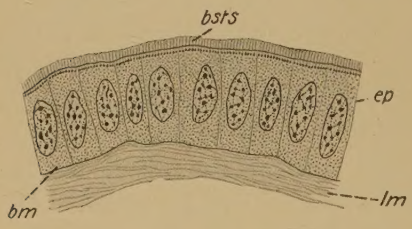

Fig. 1.
Epithel aus dem Eingeweidesack, Querschnitt. *bm* Basalmembran, *bsts* Bürstensaum, *ep* Epithel, *lm* längsgeschnittene Muskulatur. Vergr. 900.

In dem Epithel des Eingeweidesackes treten mehr oder minder zahlreich Interzellularräume auf, so daß häufig eine Verbindung der einzelnen Zellen untereinander fast nur durch Kutikula und Basal-

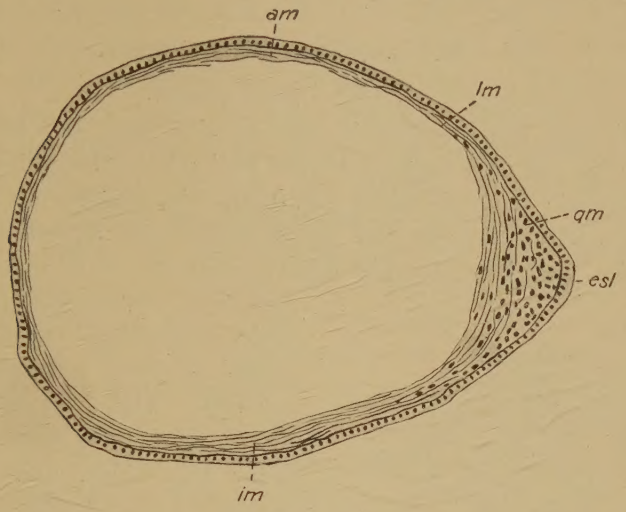

Fig. 2.
Übersichtsbild eines Querschnittes durch eine Windung des Eingeweidesacks. *am* außen gelegene Muskulatur, *esl* Eingeweidesackleiste, *im* innen, der Schalenspindel zugekehrt gelegene Muskulatur, *lm* längsgeschnittene Muskulatur, *qm* quergeschnittene Muskulatur. Vergr. 15.

membran bestehen bleibt, die medianen Teile der Zellen dagegen auseinandertreten (Fig. 3 *i*). Es kommen dadurch beiderseits zugespitzte, spindelförmige Hohlräume zustande, die auch Simroth festgestellt hat. Man könnte geneigt sein, ihre Existenz schon im Leben des Tieres anzunehmen und ihnen irgendwelche Bedeutung zuzuschreiben. Aber der Umstand, daß sie bald mehr, bald weniger zahlreich und gerade in der Gegend der Eingeweidesackleiste auftreten, die im Leben des Tieres fest in die Schalennaht gepreßt ist und bei der Konservierung und Entfernung der Schale naturgemäß eine Dehnung erfahren muß, bestimmt mich, diese Interzellularräume für nachträgliche Veränderungen zu halten. Nach Rassbach treten auch in dem Mantelnahtepithel von *Anodonta cellensis* ähnliche Interzellularräume auf, ebenso konnte Siebert solche im Fuß desselben Tieres feststellen;

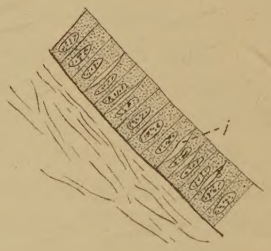

Fig. 3.
Stück aus dem Eingeweidesackepithel mit Interzellularräumen (*i*), Querschnitt. Vergr. 500.

auch die genannten Autoren halten das Vorhandensein dieser Hohlräume im Leben des Tieres für unwahrscheinlich und glauben ebenfalls, in ihnen nachträgliche, durch die Konservierung hervorgerufene Veränderungen vor sich zu haben.

II. Das Epithel des Mantels.

1. Das Lungendach.

An den Eingeweidesack schließt sich nach der Mündung der Schale zu das an seiner schwarzen Farbe leicht kenntliche Dach der Lungenhöhle (Übersichtsbild Fig. 5 *ld*), das meistens als Mantel bezeichnet wird. Sein Epithel unterscheidet sich äußerlich nicht von dem des oben beschriebenen Eingeweidesacks. Wir finden auch hier typisches Zylinderepithel, dessen Zellen mit einem ovalen, basalwärts gelegenen Kern versehen sind (Figur 4 *ep*). Außen ist auch hier das Epithel mit einem Bürstensaum bedeckt (Fig. 4 *bsts*). Der übrige Teil der Zelle ist mit farblosen oder leicht gelblichbraunen Körnchen reichlich angefüllt, ein Zeichen dafür, daß diesem Epithel sekretorische Funktion zukommt. Im normalen Wachstum des Tieres hat das Lungendachepithel die Aufgabe, die innerste der drei Schalenschichten zu bilden, die wir allgemein als Perlmutterschicht bezeichnen.

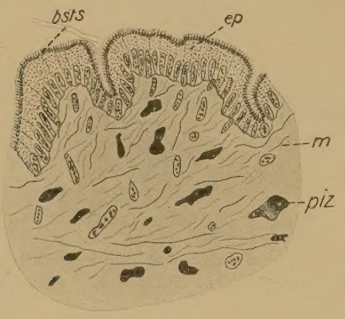

Fig. 4.
Schnitt durch das Epithel des Lungendaches. *ep* Epithel, *bsts* Bürstensaum, *m* Muskulatur, *piz* Pigmentzellen. Vergr. 450.

Unter dem Epithel treffen wir Muskelfasern (Fig. 4 *m*) an. Dazwischen und in dem darunter liegenden Bindegewebe sind zahlreiche schwarze Pigmentzellen eingelagert (Fig. 4 *piz*), die schon von Leydig beschrieben wurden. Infolge der dünnen, durchsichtigen Beschaffenheit des Epithels scheinen diese schwarzen Pigmenteinlagerungen durch und verleihen dem Lungendach das oben erwähnte schwarze Aussehen.

Mit den Epithelzellen besitzen diese schwarzen Pigmentzellen keine Verbindung, und auch mit der farbigen Bänderung der Schale stehen sie in keinem Zusammenhange. Die Färbung der Schalenbänder hat vielmehr ihren Ursprung in gewissen Zellen des Lungendachepithels, die in ihrem distalen Teile Pigment führen, und deren Anordnung die mehr oder minder regelmäßige Bänderung der Schale bestimmt.

2. Das Drüsenpolster.

Die Zellen des Lungendachepithels nehmen nach der Mündung der Schale hin allmählich an Höhe zu und gehen in das Drüsenpolster (Übersichtsbild Fig. 5 *drp*) über, das Moynier de Villepoix mit »bandelette palléale« bezeichnet. Dieses stellt einen Komplex von zahlreichen einzelligen Drüsen dar, deren Mündungen eng aneinander liegen. Daher bildet das aus den Drüsen heraustretende Sekret ein der Ausdehnung des Drüsenpolsters entsprechend breites Band, das schon am lebenden Tier deutlich sichtbar ist und als weißer Saum parallel zum Mantelwulst verläuft. Die Drüsenzellen senken sich tief in das Bindegewebe ein (Fig. 5). Es sind lange, mit engem Hals versehene Zellen, die an ihrem basalen Ende keulenförmig angeschwollen sind; nach M. de Villepoix haben sie eine Länge von 150—160 μ bei einer Breite von 6—8 μ. In dem keulenförmig verdickten Teile liegt der ovale, chromatinreiche Kern. Der ganze übrige Teil der Drüse ist mit sehr feinen, lichtbrechenden Kügelchen von schwach gelber Farbe vollgepfropft (Fig. 5). Für den Bau der Schale ist das Drüsenpolster von großer Bedeutung, insofern als es die mittlere Schalenschicht, die sog. Kalkschicht zu bilden hat.

Bei ausgewachsenen Tieren, deren Mündungsrand der Schale bereits nach außen umgebogen ist, verschwindet das Drüsenpolster vollkommen. An Schnitten, die sagittal durch den Mantelrand einer ausgewachsenen *Helix* geführt sind, wird man daher vergeblich nach diesem Drüsenpolster suchen. Es ist vollständig zurückgebildet und unterscheidet sich in keiner Weise von den vorher beschriebenen Zellen des Lungendaches. Auf Schnitten, die von einem im vollen Wachstum begriffenen Tiere stammen, sind deshalb auch sowohl nach dem Lungendach, als auch nach der Mantelrinne hin stets gute Übergänge von Epithelzellen zu Drüsenzellen vorhanden. Auf dem Übersichtsbild Fig. 5 ist dieses veranschaulicht. Die Zellen des angrenzenden Epithels werden allmählich höher und senken sich nach und nach in die Tiefe des Bindegewebes ein, bis sie zu vollständigen Drüsen werden. Es stellen mithin diese Drüsen der »bandelette palléale« nichts weiter als modifizierte Epithelzellen dar.

3. Die Mantelrinne.

Unmittelbar vor dem Drüsenpolster verläuft parallel mit ihm die Mantelrinne, der »sillon palléal« der französischen Autoren (Fig. 5 *mr*). Sie stellt eine tiefe Furche dar, die sich weit in das Binde-

gewebe hinein erstreckt und sich gegen den Boden hin trichterförmig verengert. Häufig beobachtet man am lebenden Tier, daß der Mündungsrand der Schale in dieser Rinne ruht, indem der Mantelrand sich über den Schalenrand gestülpt hat. Es findet in diesem Augenblick in der Mantelrinne die Abscheidung neuen Periostrakums statt, das als dünnes Häutchen der Kalkschicht aufliegt und diese als äußerste Schalenschicht bedeckt.

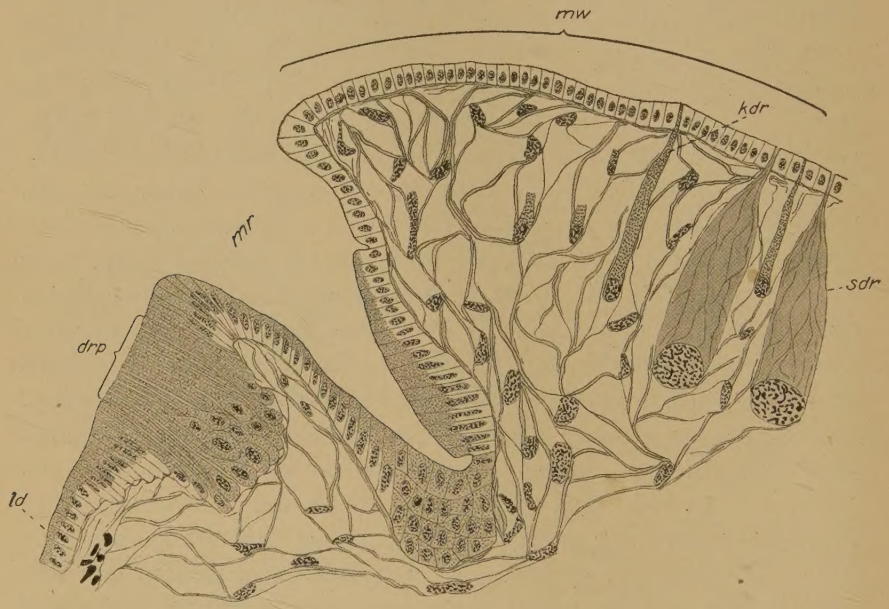

Fig. 5.
Übersichtsbild eines mittleren Sagittalschnittes durch den Mantel.
drp Drüsenpolster, *kdr* Kalkdrüsen, *ld* Lungendach, *mr* Mantelrinne, *mw* Mantelwulst, *sdr* Schleimdrüsen. Vergr. 200.

Das Epithel beider Ränder der Mantelfurche nimmt nach dem Grunde an Höhe zu, und in demselben Maße strecken sich auch die Kerne der Zellen (Fig. 5). Dem Plasma sind, besonders in dem distalen Teile der Zellen, in reichlicher Menge Kalkkörnchen von runder Gestalt eingelagert. Am Grunde der Furche geht das Epithel in einen Komplex sezernierender Zellen über, die in mehreren Schichten hintereinander liegen und sich unter das Drüsenpolster hin erstrecken (siehe Fig. 5). Ihrer drüsigen Natur entsprechend führen auch sie reichlich Granulationen, während ihre Kerne eine runde bis ovale Gestalt aufweisen. Unter dem Epithel der Mantelrinne treten an dieses zahlreiche Muskelfasern heran, um eine hinreichende Beweg-

lichkeit zu ermöglichen, die beim Herüberstülpen der Mantelrinne über den wachsenden Schalenrand erforderlich ist.

Wie das Drüsenpolster, so erfährt auch die Mantelrinne in gleicher Weise eine Rückbildung, sobald die Schnecke ihr Wachstum beendet hat. Die Einbuchtung bleibt zwar auch weiterhin bestehen, doch erscheint diese nicht mehr so tief wie die eines im vollen Wachstum begriffenen Tieres. Dagegen verliert das Epithel der Mantelrinne seine sekretorische Funktion, indem die Granulationen in ihm völlig verschwinden. Auch in der Höhe gehen die Zellen beträchtlich zurück und unterscheiden sich dann in ihrem Aussehen nicht mehr von den Epithelzellen des vorderen Mantelwulstes.

4. Der Mantelwulst.

In dem oberen Teile des vorderen Randes der Mantelrinne wird das Epithel flacher und verliert zugleich die Körnchen in seinem Plasma, das hier völlig homogen erscheint (Fig. 5). Die Kerne, die mehr an der Basis der Zelle gelegen sind, runden sich mehr ab, sind aber noch ziemlich chromatinreich. Auch nachdem das Epithel sich umgebogen hat, um den Mantelwulst (Fig. 5 *mw*) zu bedecken, behält es dieses Aussehen bei (Fig. 6 *ep*). Die Kutikula ist auch hier sehr zart, dagegen ist die Basalmembran kräftiger angelegt und deutlich sichtbar. An sie schließen sich unter dem Epithel Züge von Muskelfasern, die sich in das Bindegewebe hinein erstrecken und sich mit seinen Elementen verflechten.

Wenn die lebende Schnecke, etwa infolge eines Reizes, gerade im Begriff steht, sich in die Schale zurückziehen, lassen sich auf der ganzen Fläche des Mantelwulstes leicht kleine Punkte von weißlichgrauer Färbung erkennen, aus denen Sekret hervortritt. Es sind dies die Mündungen der Schleim- und Kalkdrüsen, die im Mantelwulst in ungeheurer Menge angeordnet sind und das histologische Bild besonders reichhaltig gestalten (Fig. 6 *kdr* und *sdr*). In den Regionen des Körpers, die von der Schale bedeckt sind, fehlen sie vollständig, mithin in allen bisher von mir beschriebenen Körperpartien. Für den Mantelwulst, wo beide Arten von Drüsen besonders zahlreich anzutreffen sind, wie für den histologischen Bau des übrigen Körperepithels sind die Schleim- und Kalkdrüsen besonders charakteristisch, weshalb sie im folgenden eingehend behandelt werden mögen.

Schleimdrüsen.

Die Schleimdrüsen übertreffen die Kalkdrüsen an Zahl bei weitem und gelangen im Mantelwulst zu mächtiger Entwicklung. Immerhin

schwankt ihre Größe zwischen weiten Grenzen. Manchmal treten sie in Gestalt kurzer, gestielter Beutelchen auf, die nur wenig über das Epithel hinausragen, ein andermal erstrecken sie sich in beträchtlicher Ausdehnung tief in das Bindegewebe hinein, häufig in solcher Menge, daß sie letzteres stark zurückdrängen (Fig. 6). Ihre Gestalt ist birnenförmig mit schwach gewellten Umrissen. An der Basis liegt der ziemlich große, chromatinreiche Kern (Fig. 6 *n*), der in der Regel der Drüsenwand eng anliegt. In den Jugendstadien ist seine Größe besonders auffallend, was durch seine erhöhte funktionelle Inanspruch-

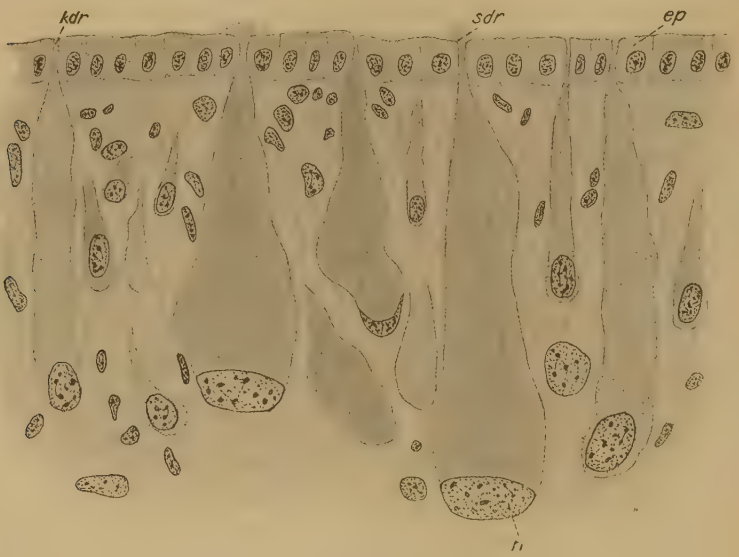

Fig. 6.
Sagittalschnitt durch den vorderen Mantelwulst.
ep Epithel, *n* Kern, *kdr* Kalkdrüse, *sdr* Schleimdrüse. Vergr. 450.

nahme begründet sein mag. Später plattet er sich mehr ab, bleibt aber eng an der Wand der Drüse liegen. Der größte Teil der Drüsenzelle ist mit Sekret angefüllt, in dem häufig fädige Strukturen (Fig. 6) anzutreffen sind, die allerdings durch die Konservierung entstanden sein könnten.

Stets treten aber in dem Schleim eigentümliche Gebilde in großer Zahl auf, die Semper zuerst gesehen und beschrieben. Es sind dies kleine, blasse, spindelförmige Körperchen, die das Aussehen kleiner Schleif- oder Wetzsteine besitzen und von den Autoren als »wetzsteinförmige Körperchen« oder »Spitzweckchen« bezeichnet werden (Fig. 7 und 7 *a wk*). Semper hielt sie anfangs für parasitäre

Bildungen, wendete sich aber dann der Ansicht zu, Kerne vor sich zu haben, »die auch in der Kutis wiederzufinden seien«. Diese Auffassung Sempers wird verständlicher, wenn wir uns vergegenwärtigen, daß genannter Autor die Schleimdrüsen als mehrzellige Drüsen ansprach, die er mit großen Zellen angefüllt sein läßt. Leydig, der die Drüsen später untersuchte, vergleicht diese »wetzsteinförmigen Körperchen« mit den stabförmigen Gebilden, wie sie in zahlreichen Hautdrüsen bei Anneliden gefunden werden. Eine ähnliche Auffassung hat Wilhelmi auf Grund seiner neuesten an Turbellarien angestellten Untersuchungen. Er nimmt die wetzsteinartigen Körperchen der Turbellarien für die Schleimbildung in Anspruch, und zwar sollen sie sich nach seiner Ansicht zu Schleim verflüssigen. Simroth schließt sich der Erklärung Wilhemis an und spricht den »wetzsteinförmigen Körperchen« der Pulmonaten die gleiche Bedeutung der Schleimbildung zu.

Fig. 7.
Einzelne Schleimdrüse mit »wetzsteinförmigen Körperchen« (*wk*). Vergr. 450.

Die Zahl der in einer Drüse enthaltenen Körperchen ist sehr groß. Sie selbst besitzen eine durchschnittliche Länge von 10—12 μ. In ihrer Längsrichtung weisen sie stets eine deutlich erkennbare Streifung auf. Ihr Lichtbrechungsvermögen kommt dem von Kanadabalsam sehr nahe. Die für die Färbung des Objekts notwendige Behandlung mit den verschiedenen Reagentien verändert ihre Gestalt erheblich, häufig trat völlige Schrumpfung ein. In ihrer wirklichen Gestalt zeigten sie sich, wenn ich vom lebenden Tier, nötigenfalls nach dessen Reizung, eine geringe Menge Sekret abschabte, in dem ich stets eine große Anzahl dieser »Spitzweckchen« fand.

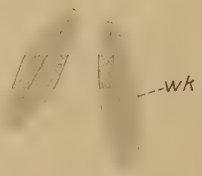

Fig. 7 *a*.
Einzelne »wetzsteinförmige Körperchen«. Vergr. 2000.

Über die Herkunft der Schleimdrüsen, ob sie als umgebildete Epithelzellen zu betrachten sind, oder ob sie von Zellen des Bindegewebes herstammen, gehen die Ansichten der Autoren auseinander. Boll und Leydig halten sie für umgebildete Epithelzellen, die sich

stark vergrößerten, sodaß sie in die Tiefe des Bindegewebes vorzudringen genötigt waren. Auch Simroth nimmt ihre epitheliale Abstammung an. Dagegen sprechen sich Flemming, List, Hoyer, Jakobi und Plate für die bindegewebige Natur der Schleimzelle aus. In Übereinstimmung mit den ersteren Autoren komme ich zu der Ansicht, daß die Schleimdrüsen Umbildungen der Epithelzellen darstellen, wozu ich besonders durch die Untersuchungen von Techow bestimmt werde, der in seinen Studien über die Regeneration des Weichkörpers die Entwicklung der Schleimdrüsen abbildet und beschreibt: »Ungefähr drei Wochen nach der Operation kann man die ersten Entwicklungsstadien der Scheimdrüsen beobachten. Es senkt sich nämlich eine Epithelzelle aus dem Zellverbande in das unterliegende Gewebe, ohne sich jedoch völlig vom Epithel zu trennen .... Vielmehr bleibt die betreffende Zelle mit breiter Basis am Epithel haften, oder es bezeichnet nur ein zarter Stiel oder Faden die Verbindung zwischen der auswandernden Zelle und dem Epithel. Mit der wachsenden Entfernung der Zelle von ihrer Matrix wird der Verbindungsstrang zu einem sehr dünnen Faden ausgezogen, der nicht immer leicht aufzufinden ist.«

Kalkdrüsen.

Die Kalkdrüsen sind im Mantelwulste zahlreich, wenn auch nicht in solcher Menge wie die Schleimdrüsen, vorhanden. Wegen ihres Gehaltes an Mucin nehmen auch sie, mit Haematoxylin gefärbt, eine blaue Farbe an. Sie unterscheiden sich jedoch in ihrem Aussehen durch ihre stärker gewellten Umrisse. Auch sind sie an ihrem basalen Ende nicht so stark angeschwollen, wie wir es bei den Schleimdrüsen kennen gelernt haben (Fig. 6 *kdr*), sondern erstrecken sich mehr in Gestalt eines schmalen Bandes tief in das Bindegewebe hinein. Am Grunde der Zelle liegt dicht an der Zellwandung der ziemlich große Kern; der übrige Teil der Drüse ist mit Kalkkörnchen von kugeliger Gestalt angefüllt und zeigt, dem jeweiligen Sekretionszustande entsprechend, oft ein zerklüftetes Aussehen. Auch die Größe der Kalkkügelchen schwankt beträchtlich.

Ließ sich für die Schleimdrüsen die epitheliale Abstammung erweisen, so liegen die Verhältnisse hinsichtlich der Herleitung der Kalkdrüsen weniger klar. Leydig nimmt einen direkten Zusammenhang der Kalkdrüsen mit den Zügen des schwammigen Bindegewebes an. Auch nach Simroth »zeigen sich die Kalkdrüsen ohne weiteres als ein Teil eines weitverbreiteten, bindegewebigen Kalknetzes, das

oft an tief im Innern gelegenen Stellen, an den Blutgefäßen oder in der Wand der Leibeshöhle, sich am stärksten verdichtet.« Dort wo die Kalkdrüsen mehr vereinzelt auftreten, gewähren sie mehr das Aussehen einer echten Drüsenzelle; stehen sie aber dichter gedrängt, so ist es in der Tat nicht schwierig, an Schnitten die kalkführenden Zellen häufig bis tief in das Bindegewebe hinein zu verfolgen. Aber trotzdem scheint mir die Auffassung, daß die Kalkzellen vom Bindegewebe abstammen, nicht wahrscheinlich zu sein. Am Mantelwulste erstrecken sie sich kaum tiefer als die Schleimzellen, für die Techow die epitheliale Herkunft nachgewiesen hat, in das Innere hinein, und man gewinnt ganz den Eindruck, als hätten sie die gleiche Entstehung wie die neben ihnen liegenden Schleimdrüsen. Deshalb möchte ich sie ebenfalls als ektodermale Gebilde ansprechen.

Für den normalen Aufbau der Schale kommen die Kalkdrüsen des Mantelwulstes nicht in Frage. Wohl aber haben sie die Aufgabe, in Verbindung mit dem Sekret der Schleimdrüsen das Epiphragma zu bilden, das in mehreren doppelfensterartig hintereinander liegenden Häutchen abgeschieden wird und während der Winterruhe die Schnecke vor ungünstigen Witterungseinflüssen zu schützen hat. Daneben haben die Sekrete der Kalk- und Schleimdrüsen wohl noch die psysiologische Bedeutung, bei einem plötzlichen, infolge eines Reizes stattfindenden Zurückziehen des Tieres in die Schale an der Mündung der letzteren eine schützende Schicht zu bilden.

5. Die Bildung der Schale.

Der Mantel, dessen Epithel mit seinen verschiedenen Modifikationen ich oben beschrieben habe, ist von jeher Gegenstand eingehender Untersuchung gewesen, was durch seine große Bedeutung für die Bildung der Schale begründet sein mag. Wie letztere sich vollzieht, soll im folgenden dargestellt werden, wobei ich mich jedoch darauf beschränken muß, den Gang des normalen Schalenaufbaues in den Kreis der Betrachtung zu ziehen, während von einer Darstellung der Schalenregeneration nach Verletzungen abgesehen werden soll. Hinsichtlich der letzteren verweise ich auf die einschlägigen Arbeiten von M. de Villepoix, Biedermann, Techow und Korschelt.

Einige Zeit, nachdem die noch nicht ausgewachsene Schnecke aus der Winterruhe erwacht ist, beginnt sie mit dem weiteren Aufbau der Schale. Zu diesem Zwecke stülpt sie zunächst die Mantelrinne über den Mündungsrand der Schale, in welcher Lage häufig

Exemplare angetroffen werden können. Es findet in diesem Augenblick am Grunde der Mantelrinne die Abscheidung organischer Substanz statt, die senkrecht zur Windungsrichtung der Schale an der Grenze des vorjährigen Periostrakums angebaut wird. Das so entstandene neue Periostrakum ist anfangs noch weich und durchsichtig, sodaß der darunterliegende schwarze Mantel deutlich durchschimmert. Betrachtet man dieses organische Häutchen bei starker Vergrößerung, so lassen sich auf ihm zarte polygonale Felder wahrnehmen, die sich nach BIEDERMANN »als Abklatsch der freien Flächen des Mantelepithels« erweisen, »mit welchem das Häutchen zu dieser Zeit ziemlich fest zusammenhängt«. Derselbe Autor konnte ferner feststellen, »daß der jüngste, kalkfreie Rand der Kutikula (des Periostrakums) nach Durchtränkung mit einer Lösung von $CuSO_4$, Auswaschen und Zusatz von NaOH oder KOH-Lauge sich intensiv violett färbt (Biuretreaktion); ältere Teile geben die Reaktion dagegen nicht mehr, was darauf hinzuweisen scheint, daß eine allmähliche chemische Umwandlung einer ursprünglich eiweißartigen Substanz in die eigentliche Kutikularmasse (Conchiolin?) stattfindet.«

An diese äußerste Schalenschicht lagert sich von unten her durch die Sekretionstätigkeit des oberen Randepithels der Mantelrinne und die des Drüsenpolsters Kalk an, der die Gestalt kleiner, runder Scheibchen besitzt, die zunächst außerordentlich blaß und schwach lichtbrechend sind, sich bei stärkerer Vergrößerung aber als flache, napfförmige Kalkplättchen erweisen. Diese nebeneinander abgelagerten Scheibchen berühren sich durch allmähliches in die Fläche und in die Dicke erfolgendes Wachstum und bilden dann eine zusammenhängende Schicht. Solcher Schichten werden mehrere hintereinander abgeschieden, wobei die Regelmäßigkeit in der Ablagerungsrichtung nicht gewahrt bleibt, sondern eine kreuzweise Abscheidung der Elemente der einzelnen Lagen stattfindet, wodurch die Schale eine besondere Festigkeit erhält. Auf diese Weise entsteht die mittlere der drei Schalenschichten, die sog. »äußere Blätterschicht«, die BIEDERMANN auch als »Stalaktitenschicht« bezeichnet. Hinsichtlich des zum Aufbau verwendeten Kalkes stellt BIEDERMANN auf Grund mikrochemischer Untersuchungen fest, daß es sich bei den zuerst abgelagerten Kalkgebilden der jungen Schale in der Hauptsache nicht um kohlensauren, sondern um phosphorsauren Kalk handelt. Erst später, wenn die abgeschiedenen Kalkscheibchen durch Wachstum größer werden, findet eine Umwandlung des phosphorsauren in kohlensauren Kalk statt.

Sobald die Stalaktitenschicht eine genügende Dicke erreicht hat, setzt die sekretorische Tätigkeit des Lungendachepithels ein, die zur Bildung der dritten, innersten Schalenschicht, der »inneren Blätterschicht« führt. Die in den Zellen des Lungendaches aufgespeicherten Kalkkörnchen werden zu mehreren Lagen in Gestalt kleiner Kalkplatten abgeschieden, die sich senkrecht zur Unterlage anordnen. Bei genauerer Betrachtung kann man leicht feststellen, daß diese Kalkplatten mittels seitlicher Verästelungen ineinandergreifen und aus Fibrillen zusammengesetzt sind, deren Faserrichtung sich in benachbarten Blättern kreuzt.

Die farbige Bänderung der Schale hat ihren Sitz nicht in dem Periostrakum, sondern, wie man sich nach dessen Entfernung leicht überzeugen kann, in der darunter liegenden Stalaktitenschicht. Sie stammt aus Zellen des Lungendachepithels, die in Gestalt eines schmalen, in der Windungsrichtung der Schale verlaufenden Bandes angeordnet sind und in ihrem distalen Teile Pigment führen. Bei dem Aufbau der Schale mischt sich das Pigment dieser Zellen mit dem Kalksekret des vor ihnen liegenden Drüsenpolsters und wird zugleich mit diesem abgelagert. Es findet sich in der fertigen Schale dann besonders in den inneren Kalklagen der »äußeren Blätterschicht.«

Die genauere Schilderung des Sekretionsvorganges, welcher zur Schalenbildung führt, war hier nicht beabsichtigt und würde eine eigene daraufhin gerichtete Untersuchung verlangt haben. Auch würde sie zu einer Darstellung des feineren Baues der Schale und deren einzelner Schichten führen, die von anderer Seite für *Helix* gegeben wird.

III. Das Epithel des Fußes.

1. Der Fußrücken.

Der ganze Fuß der Schnecke ist, mit Ausnahme der Sohle, von papillen- oder leistenförmigen Erhebungen bedeckt (Fig. 8), die unabhängig von augenblicklichen Kontraktionen bestehen und der Haut ein runzeliges Aussehen verleihen. Das Epithel ist einschichtig und setzt sich aus zylindrischen Zellen zusammen, die im allgemeinen nicht die Höhe des Eingeweidesackepithels erreichen (Fig. 10). Der chromatinreiche Kern ist rund bis eiförmig gestaltet und zeigt eine oder mehrere Nukleoli. Dem Epithel liegt außen eine deutlich wahrnehmbare, ziemlich kräftige Kutikula auf, während die Basalmembran zarter angelegt ist.

Ein besonderes Aussehen weist das Epithel der Lippen auf (Fig. 9). Hier steigen die Zellen zu beträchtlicher Höhe auf, und in demselben Maße strecken sich die Kerne in die Länge. Die Kutikula der Lippen ist auffallend stark ausgebildet, am Eingange des Mundes läßt sich sogar ein weiteres Anwachsen desselben wahrnehmen (Fig. 9).

Fig. 8.

Übersichtsbild eines Querschnittes durch den Fuß, dicht vor der Schale.
fr Fußrücken, *fs* Fußsohle, *kdr* Kalkdrüse, *rz* Runzel der Haut, *sdr* Schleimdrüse. Vergr. 22.

Abweichungen von dem gewöhnlichen Epithel des Fußes finden sich ferner noch in den Einsenkungen zwischen den runzeligen Erhebungen der Haut. Fig. 10 stellt einen Querschnitt durch die Haut des Fußrückens dar und veranschaulicht dies. Die Zellen des Epithels platten sich nach dem Grunde der Einsenkung hin mehr und mehr ab, und auch die Kerne werden niedriger. Eine Kutikula ist hier kaum noch sichtbar.

Das Epithel des Fußrückens ist von zahlreichen Ausführgängen der Schleim- und Kalkdrüsen durchsetzt, deren histologische Einzelheiten ich im Zusammenhange mit dem Mantelwulste oben beschrieben

habe. Sie gelangen auch im Fuße zu mächtiger Entwicklung, besonders an der Seite des Fußes in geringer Entfernung vom Fuß-

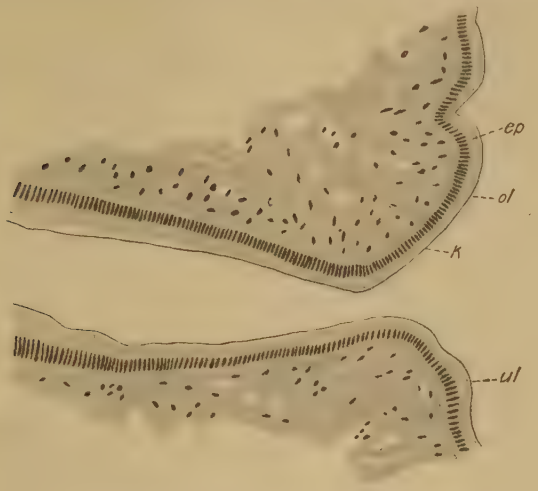

Fig. 9.
Mittlerer Längsschnitt durch die Mundpartie mit den Lippen.
ep Epithel, *k* Kutikula, *ol* Oberlippe, *ul* Unterlippe. Vergr. 80

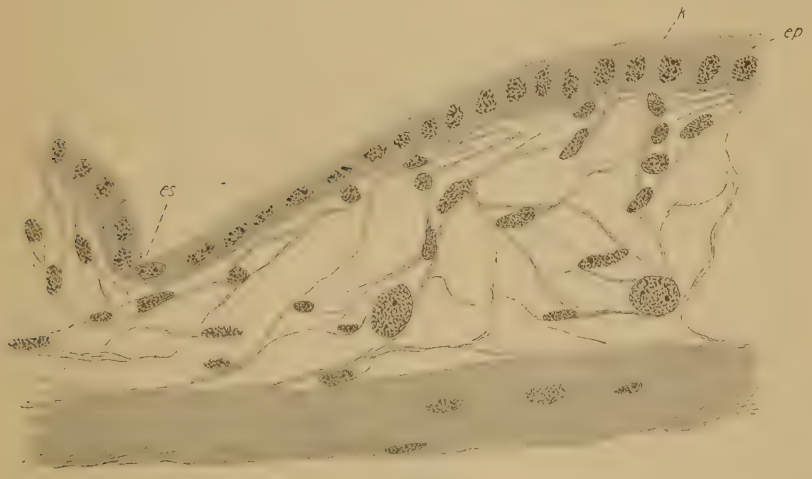

Fig. 10.
Querschnitt durch den vorderen Fußrücken.
ep Epithel, *es* Einsenkung zwischen den Hautrunzeln, *k* Kutikula. Vergr. 495.

rande (Übersichtsbild Fig. 8 *sdr* und *kdr*) und erstrecken sich tief in das Bindegewebe hinein. Aber gegen die Höhe des Fußrückens hin werden sie allmählich spärlicher und nehmen dann mehr das Aus-

sehen kurzer, birnenförmiger Beutelchen von nur geringem Volumen an. Auf der Rückenhöhe sind sie nur ganz vereinzelt anzutreffen, meist treten sie dort völlig zurück (Fig. 8).

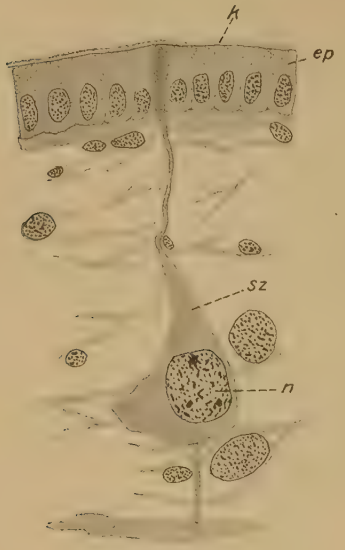

Fig. 11.
Querschnitt durch den Fußrücken mit Sinneszelle. *ep* Epithel, *k* Kutikula, *n* Kern, *sz* Sinneszelle. Vergr. 495.

Die histologische Mannigfaltigkeit wird erhöht durch das Auftreten zahlreicher Sinneszellen, die über den ganzen Fuß, besonders seinen vorderen Abschnitt, verbreitet sind. Es sind die von Flemming, Leydig, Simroth und Retzius beschriebenen Zellen, die mehr oder minder vom Epithel entfernt im Bindegewebe liegen und sowohl nach der freien Fläche des Epithels wie nach dem Innern des Körpers Ausläufer entsenden (Fig. 11). Der runde bis eiförmige Kern enthält neben reichlichem Chromatin einen oder mehrere deutlich hervortretende Nukleoli. Der von der Zelle an die Körperoberfläche entsandte »äußere oder periphere Fortsatz« dringt zwischen den Epithelzellen bis zur Kutikula vor und trägt eine feine Sinnesborste, die die Kutikula durchsetzt und über diese hinausragt. An durch Mazeration erhaltenen Sinneszellen konnte Flemming feststellen, daß die Borste kein einheitliches Gebilde darstellt, sondern aus einzelnen, sich zusammenlegenden Haaren besteht. Leider ist die Borste durch die Konservierung äußerst schwer zu erhalten, so daß wir auf Schnitten Bilder gewinnen, wie sie die Fig. 11 und 12 darstellen. Der

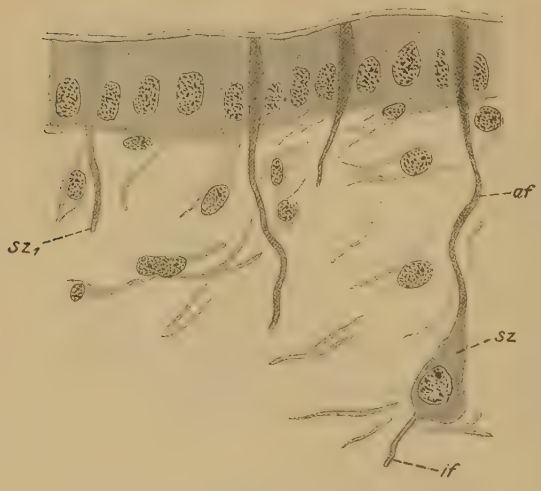

Fig. 12.
Derselbe Schnitt, mehrere Sinneszellen angeschnitten. *af* äußerer Fortsatz, *if* innerer Fortsatz, *sz* Sinneszelle, sz_1 Sinneszelle, deren Kern nicht getroffen ist. Vergr. 495.

zwischen Epithel liegende Teil des peripheren Fortsatzes verdickt sich nach der Kutikula hin keulenförmig. Der »innere Fortsatz« führt von der Sinneszelle in das Innere und steht mit den Nervenzentren in Verbindung; er ist in der Regel schwächer als der äußere Fortsatz. Auf Schnitten sind die Sinneszellen schwer vollständig zu erhalten, da die Ausläufer verhältnismäßig zart sind und wegen ihrer Länge nur selten ganz auf dem Schnitt sichtbar werden. Man erhält daher meist Teile von ihnen, wie Fig. 12 sz_1 zeigt, wo die kernenthaltenden Partien der drei linken Zellen nicht getroffen sind. Am leichtesten lassen sich die zwischen den Epithelzellen liegenden keulenförmigen Verdickungen auffinden (Fig. 12).

2. Die Fußsohle.

Die Fußsohle weist im Gegensatz zum Fußrücken nicht jene warzenförmigen Hautrunzeln auf, durch die, wie wir oben sahen, ein Abplatten des Epithels in den Tälern zwischen zwei benachbarten Runzeln hevorgerufen wurde. Die Epithelzellen sind vielmehr überall fast gleich hoch, zylindrisch und mit einem ovalen Kern versehen. Besonders charakterisiert ist die Fußsohle durch den Besitz von Flimmern, die über die ganze Sohlenfläche verbreitet sind (Fig. 13 *fl*). Auch sie durchbohren die Kutikula des Epithels und fußen in kleinen knöpfchenartigen Basalkörperchen (Fig. 13 *bsk*), die dicht unter der Kutikula liegen und eine fortlaufende Reihe darstellen, wie wir es in gleicher Weise bei den oben beschriebenen Bürstensäumen des Eingeweidesackes feststellen konnten. Zwischen den Epithelzellen liegen zahlreiche einzellige Sinneszellen, die wir in großer Anzahl auch im Epithel des Fußrückens antrafen. Besonders dicht sind sie am Rande der Fußsohle angeordnet.

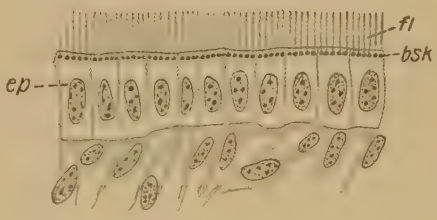

Fig. 13.
Querschnitt durch das Epithel der Fußsohle. *ep* Epithel, *bsk* Basalkörperchen, *fl* Flimmern. Vergr. 495.

IV. Der histologische Bau der Fußdrüse.

Die Fußdrüse mündet an jenem Zwischenraum zwischen der Unterlippe und dem Fußrande, den wir mit Lacaze-Duthiers als »sillon prébuccal« bezeichnen, und durchzieht, parallel zur Fußsohle verlaufend, etwa $^4/_5$ des ganzen Fußes der Schnecke, um im

hinteren Teile als Blindsack zu enden. Sie wird von einer Masse von Drüsenelementen gebildet, die sich untereinander zum Teil wesentlich unterscheiden, aber alle in einen gemeinsamen Kanal münden. Der Ausführungskanal sowohl wie die Drüsenelemente erfahren im Verlauf der Fußdrüse mannigfache Modifikationen.

1. Der Ausführungsgang.

In seinem vorderen Teile, nahe der Mündung, erscheint der Ausführungsgang dorsoventral abgeplattet (Fig. 14 *kn*). Sein Epithel ist in der Mitte des Bodens höher, wo die Ausführgänge der Drüsenzellen das Epithel durchsetzen. Die Epithelzellen des Kanals werden dadurch an dieser stark deformiert, indem zwischen ihnen spindelförmige Hohlräume entstehen (Fig. 14 *i*). Eine Verbindung der Zellen untereinander bleibt in der Regel nur an den Enden der Zellen bestehen, während die medianen Teile stark auseinandertreten. Häufig geht die Einschnürung des Zellkörpers so weit, daß das Protoplasma fast völlig schwindet, und kaum noch Raum für den Zellkern übrig bleibt. Das Epithel der Kanaldecke ist niedriger als das des Bodens und besitzt mehr rundliche Kerne. Es wird von den Ausführungsgängen der »dorsalen Drüse« durchbrochen. Eine Kutikula ist im Bereiche des Ausführungskanals nur zart entwickelt.

Verfolgen wir den Ausführungskanal auf seinem hinteren Abschnitt, so gewinnen wir ein wesentlich abweichendes Bild, das eine strenge Unterscheidung in Boden und Decke des Kanals nötig macht. Fig. 15 stellt einen Querschnitt durch den hinteren Teil der Fußdrüse dar und läßt eine Erweiterung des Kanals erkennen, dessen Querschnitt hier eine mehr runde Gestalt annimmt.

Der Boden des Exkretionskanals ist von einem Epithel bedeckt, dessen Zellen sich kaum höher erheben als in dem vorderen Teile der Fußdrüse. Aber in der Mitte des Bodens senkt sich das Epithel tief ein und bildet eine Furche, die sich längs der Fußdrüse erstreckt. An ihrem Rande gelangen zwei Längswülste zur Ausbildung (Fig. 15 *lw*), deren Epithelzellen sich von den übrigen des Bodens durch ihre Höhe unterscheiden. Die Kerne dieser Zellen sind ovaler gestaltet und liegen, von nur wenig Plasma umgeben, zwischen den Ausführgängen der Drüsenzellen, die in der oben erwähnten Weise eine Deformierung herbeiführen. Auf der ganzen Ausdehnung der Fußdrüse tragen die Zellen des Kanalbodens Flimmern, die der Hinausschaffung des Sekrets dienen. Betrachtet man die flimmertragenden Epithelzellen bei starker Vergrößerung, so läßt sich leicht

feststellen, daß die einzelnen Flimmern die Kutikula durchsetzen und in Basalkörperchen wurzeln (Fig. 16 *bsk*). Diese letzteren liegen dicht unter der Kutikula und bilden eine fortlaufende Knöpfchenreihe, wie aus Fig. 16 ersichtlich. An den Seiten des Kanals plattet sich das Epithel mehr ab. Die Zellen nehmen hier kubische Gestalt an und sind mit einem runden Kern versehen.

Fig. 14.
Querschnitt durch den vorderen Teil der Fußdrüse.
vdr »ventrale Drüse«, *i* Interzellularräume, *kn* Ausführungskanal, *nv* Nerven, *ddr* »dorsale Drüse«.
Vergr. 125.

Die Decke des Fußdrüsenkanals zeigt die Bildung von Falten, die in der Längsrichtung der Fußdrüse verlaufen (Fig. 15 *f*). Sie springen von der Decke her in den Exkretionskanal vor und nehmen einen beträchtlichen Teil seines Lumens ein. Ihre Zahl schwankt zwischen 1 und 5. Die Epithelzellen der Falten neigen im Gegensatz zu denen der Seiten des Kanals mehr einer zylindrischen Form zu, und auch die Kerne sind mehr oval als rund gestaltet. Der Raum zwischen dem Epithel ist mit Zellen angefüllt, die mehr rund erscheinen. Das Epithel der Decke sowie der Seiten des Kanals trägt keine Flimmern.

2. Die Drüsenelemente.

Die Drüsenelemente entleeren ihren Inhalt insgesamt in den gemeinsamen Ausführungskanal. Von ihnen können wir zwei Arten unterscheiden. Die Hauptmasse bilden die unter dem Ausführungskanal liegenden Drüsenzellen, die sämtlich am Boden des Kanals in der Längsfurche münden (Fig. 14 *vdr*). Außer diesen liegt im vorderen Abschnitt der Fußdrüse über dem Exkretionskanal eine kompakte Drüsenmasse, deren Elemente mit ihren Ausfuhrgängen das Epithel der Kanaldecke durchbrechen (Fig. 14 *ddr*). André bezeichnet die unter dem Ausführungskanal liegenden Drüsenzellen mit »cellules ordinaires« und stellt ihnen die über dem Kanal liegenden »masses supérieures« gegenüber. Auch Simroth behält diese Bezeichnung bei und spricht von einer »eigentlichen« und »oberen Drüse«. Doch scheinen mir beide Bezeichnungen für zwei diametral gegenüberliegende Drüsenmassen nicht glücklich gewählt zu sein. Auch wird die Bezeichnung »obere« Drüse unzutreffend, sobald wir eine Schnecke ins Auge fassen, die mit nach oben gekehrter Fußsohle kriecht, in welchem Falle wir notgedrungen die sog. »eigentliche Drüse« als »obere« bezeichnen müßten. Deshalb möchte ich für »obere« und »eigentliche Drüse« die Bezeichnungen »dorsale« und »ventrale Drüse« wählen und mich dieser im folgenden bedienen.

a. Die »ventrale Drüse«.

Die »ventrale Drüse« erstreckt sich als kompakte Masse von der Mündung bis zum hinteren blinden Ende der Fußdrüse und ist besonders auf der Unterseite des Ausführungskanals stark entwickelt (Fig. 14 *vdr*). Im vorderen Abschnitt der Fußdrüse, wo außer ihr noch die »dorsale Drüse« (Fig. 14 *ddr*) zur Ausbildung gelangt, reicht sie an den Seiten des Kanals bis an die Elemente der »dorsalen Drüse« heran und berührt diese, so daß wir hier die beiden Drüsen in annähernd gleicher Stärke entwickelt sehen. Aber in dem hinteren Teil der Fußdrüse, wo die »dorsale Drüse« völlig verschwindet, dehnt sich die »ventrale Drüse« mehr aus und umfaßt den Exkretionskanal auch mehr an den Seiten und von oben her (Fig. 15).

Die Elemente der »ventralen Drüse« sind birnenförmige Zellen, die mit einem langen Ausführgang versehen sind. Dieser letztere besitzt je nach der Lage des kernenthaltenden Teiles eine wechselnde Länge und ist bei den entfernter liegenden Zellen ge-

nötigt, sich lang auszuziehen. Alle reichen bis an das Epithel der Kanalfurche oder münden in geringer Entfernung vom Epithel und entleeren den Drüseninhalt in die oben erwähnten Interzellularräume (Fig. 14 *i*). Sind diese mit Sekret erfüllt, so weichen die distalen Teile der Zellen auseinander und gestatten dem Sekret den Durchgang in den Exkretionskanal. Die Wandung der Drüsenzelle ist zart, besonders wenn sie während der Sekretionsperiode durch den Zell-

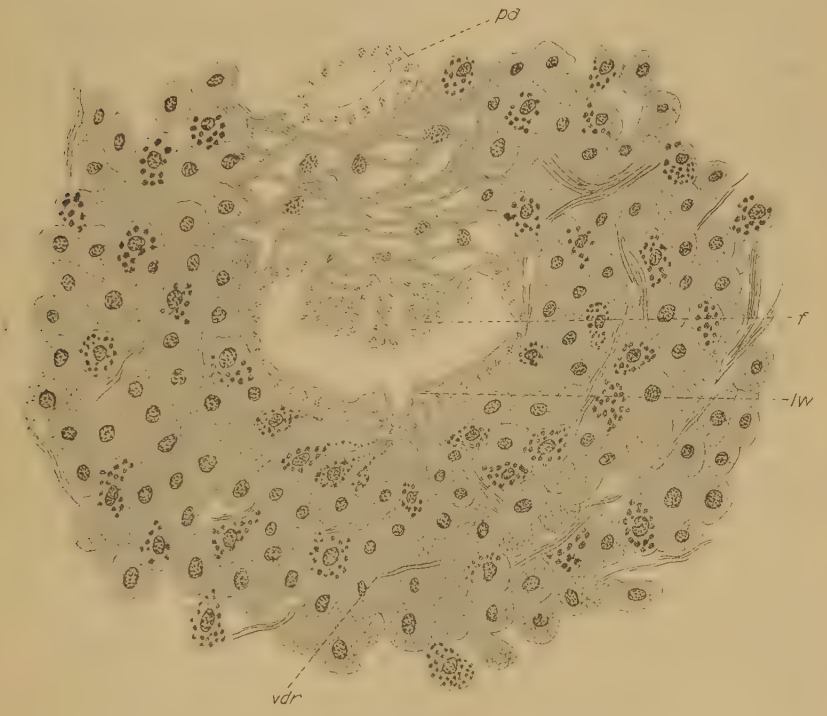

Fig. 15.
Querschnitt durch den hinteren Teil der Fußdrüse.
vdr »ventrale Drüse«, *f* Falten der Kanaldecke, *lw* Längswülste, *pa* Pedalarterie. Vergr. 125.

inhalt gespannt ist. Im Innern liegt der rund- bis ovalgestaltete, chromatinreiche Kern. Das Zellplasma zeigt eine deutliche Netzstruktur (Fig. 15) und färbt sich kräftig mit Haematoxylin. Es enthält in mehr oder minder großer Zahl lichtbrechende Granulationen, die häufig fast das ganze Zellumen einnehmen und dann Kern- und Plasmastruktur verdecken. Durch Alkalien und schwache Säuren werden sie nicht angegriffen.

Wie aus Fig. 15 ersichtlich, besitzen nicht alle Zellen der »ven-

tralen Drüse« auf dem Schnitt das gleiche Aussehen. Haben die Drüsenzellen nämlich durch die Kontraktionen der zwischen ihnen liegenden Muskelfibrillen ihren Inhalt in den Ausführungskanal entleert, so zeigen sie ein verändertes Bild. Abgesehen davon, daß nun die Granulationen in der Zelle fehlen, rundet sich diese selbst unter Verminderung ihres Volumens zu kugeliger Gestalt ab und verliert ihren Hals. Die netzförmige Plasmastruktur erscheint lichter, indem die einzelnen Maschen sich vergrößern. Auch der Kern verringert sein Volumen und schrumpft zusammen, während zugleich sein Chromatin abnimmt. Erst wenn sich im Innern der Zelle neue Granulationen gebildet haben, wird ein neuer Hals gebildet, worauf die Zelle das oben beschriebene Aussehen annimmt.

Ihren Ursprung nehmen die Zellen der »ventralen Drüse« nach den Untersuchungen von André in Bindegewebszellen von kleiner, rund bis oval gestalteter Form deren Plasma homogen erscheint. Die Umwandlung in Drüsenzellen beginnt mit der Vergrößerung des anfangs kleinen Kernes, in dem nun eine deutliche Chromatinbildung sichtbar wird. Darauf vergrößert sich die Zelle selbst und differenziert in ihrem Plasma die netzförmige Struktur. Schließlich gelangen die Granulationen zur Ausbildung. Haben diese an Zahl zugenommen, so verlängert sich die Zelle infolge des inneren Druckes zu dem Ausführungsgang und hat damit das Aussehen einer fertigen Drüsenzelle erreicht.

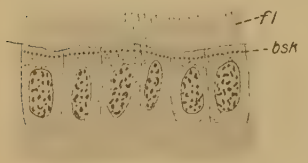

Fig. 16.
Flimmerzellen aus dem Boden des Ausführungskanals. *bsk* Basalkörperchen der Flimmern, *fl* Flimmern. Vergr. 900.

b. Die »dorsale Drüse«.

Die »dorsale Drüse«, die von den französischen Autoren als »masses supérieures« bezeichnet wird, ist auf den vorderen Abschnitt der Fußdrüse beschränkt und liegt über ihrem Ausführungskanal. Ihre mehr oder minder langen Ausführgänge durchbrechen das Epithel der Kanaldecke, ohne jedoch die Gestalt der Zellen zu beeinflussen, wie wir es bei der in der Längsfurche des Kanals mündenden »ventralen Drüse« beobachten konnten (Fig. 14 *ddr*).

Die einzelnen Drüsenelemente besitzen birnenförmige Gestalt und unterscheiden sich in ihrem Aussehen kaum von denen der »ventralen Drüse«. Auch sie sind mit einem runden bis ovalen Kern versehen und zeigen in ihrem Innern vor der Entleerung lichtbrechende

Granulationen (Fig. 14). Aber hinsichtlich ihres Aussehens nach der Sekretion weisen sie wesentliche Unterschiede von den Elementen der »ventralen Drüse« auf. Bei letzterer sahen wir eine tiefgehende Reduktion der einzelnen Drüsenzelle nach der Abgabe des Inhalts vor sich gehen. Im Gegensatz hierzu verändern sich die Zellen der »dorsalen Drüse«, wenn wir von dem Fehlen der Granulationen absehen, nicht. Kern und Plasma behalten dasselbe Aussehen, selbst der Hals bleibt bestehen.

Daneben ist ihr Verhalten gegenüber Farbstoffen abweichend von dem der »ventralen Drüse«. Mit Haematoxylin färben sie sich viel kräftiger als diese, und auch nach der Differenzierung behalten sie eine intensivere Farbe, während die Zellen der »ventralen Drüse« schon stark entfärbt erscheinen. Diese Unterschiede weisen auf eine andere chemische Zusammensetzung hin, worin auch eine Verschiedenheit in der Funktion der »dorsalen Drüse« begründet sein mag.

Die Innervierung der Fußdrüse erfolgt vom Pedalganglion aus. Dieses entsendet zwei kräftige Nervenstämme, die über der Fußdrüse und parallel zu ihr verlaufen (Fig. 14 *nv*). Zwischen ihnen liegt dicht über der Fußdrüse die Pedalarterie (Fig. 15 *pa*).

Über die embryonale Entwicklung der Fußdrüse bei *Helix pomatia* liegen spezielle Untersuchungen nicht vor. Fol und Brock betonen nur, daß der Ausführungskanal als eine Einstülpung des Ektoderms anzusehen ist. André untersuchte diese Verhältnisse bei *Arion empiricorum* und stellte fest, daß etwa gegen den fünfzehnten Tag nach der Eiablage die zu dieser Zeit noch nicht beflimmerte Fußsohle sich im vorderen Abschnitt zu einer Grube einsenkt, die sich allmählich vertieft und nach neunzehn Tagen etwa die Hälfte der späteren Länge des Ausführungsganges erreicht. Nach etwa dreiundzwanzig Tagen ist letzterer völlig ausgebildet. Darauf beginnen auch die Drüsenzellen sich zu entwickeln. Am achtundzwanzigsten Tage etwa sind bereits gut ausgebildete Drüsenzellen wahrzunehmen. Nach fünfunddreißig Tagen ist die Embryonalentwicklung abgeschlossen, worauf die junge Schnecke ausschlüpft.

Was die physiologische Bedeutung der Fußdrüse betrifft, so ist ihre Hauptaufgabe darin zu sehen, durch reichliche Schleimabsonderung den Weg, auf dem die Schnecke kriecht, schlüpfrig zu machen und kleine Unebenheiten zu beseitigen. Daneben mißt André ihr die weitere Funktion bei, an der Einspeichelung und somit der Verdauung der Nahrung wichtigen Anteil zu nehmen. Nach seiner An-

sicht hätte die Fußdrüse also die weitere Aufgabe, die Tätigkeit der Speicheldrüsen zu unterstützen.

Zum Schlusse sei mir gestattet, Herrn Geh. Reg.-Rat Professor Dr. Korschelt, auf dessen Anregung ich diese Arbeit unternahm, für das stete, gütige Interesse meinen ergebensten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Privatdozent Dr. W. Harms für vielerlei Ratschläge während der Ausführung der Untersuchungen zu Dank verpflichtet.

Marburg i. H., Mai 1914.

Literaturverzeichnis.

1) André, Émile, Recherches sur la glande pédieuse des Pulmonés. Revue suisse de Zoologie. Tome 2. Fasc. 2. 1894.
2) Bergh, R. S., Beiträge zur vergleichenden Histologie. Anat. Hefte. X. 1898.
3) Biedermann, W., Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 36. 1901.
4) Boll, Fr., Beiträge zur vergl. Histologie des Molluskentypus. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 5. Suppl.
5) Brock, Entwicklung des Geschlechtsapparates der Stylommatophoren und Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderer Organsysteme. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44. 1886.
6) Bronn, H. G., Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Neue Ausgabe. Bd. 3. Mollusca. Neu bearbeitet von H. Simroth. Pulmonata. Lieferung 95—138. Leipzig 1908—12.
7) Cuénot, L'excrétion chez les Pulmonés. Compt. rend. Paris. T. 115. 1892.
8) —— Études physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés. Archives de Biologie. T. 12. 1892.
9) Delle Chiaje, Descrizione e notomia degli animali invertebrati. Napoli 1841.
10) Flemming, W., Die haartragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 5.
11) —— Untersuchung über Sinnesepithelien der Mollusken. Ibid. Bd. 6.
12) Fol, Développement des Pulmonés. Archives de Zoologie expérimentale. Série 1. T. 8. 1880.
13) Hanitsch, Contribution on the Anatomy and Histology of Limax agrestis Proceedings Liverpool Biological Society. T. 2. 1888.
14) v. Jhering, H., Über Hautdrüsen und Hautporen der Gastropoden. Zool. Anz. Bd. 12. 1878.
15) Kleeberg, Eine bisher unbekannte Drüse in verschiedenen Gastropoden. Isis (von Oken). Bd. 23. 1830.

16) Korschelt, E., Zum Schalenersatz bei Landschnecken. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. 30. 1910.
17) Lacaze-Duthiers, Histoire de la Testacelle. Arch. de Zool. exp. Série 2. T. 5. 1888.
18) Lang, A., Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere: Molluska.
19) Leydig, Fr., Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 1. 1865.
20) —— Die Hautdecke und Schale der Gastropoden, nebst einer Übersicht der einheimischen Limacinen. Archiv f. Naturgesch. Bd. 42. 1876.
21) Leidy, On the situation of the olfactory sense in the terrestrial tribe of the Gasteropodus Mollusca. Proceed. Acad. Nat. Sc. of Philadelphia. T. 3. 1846.
22) Leonhardt, E., Die Weinbergschnecke (Helix pomatia). Natur und Haus. 15. 1906.
23) Longe et Mer, E., De la formation de la coquille dans les Helix. Compt. rend. Ac. Paris. T. 90. 1880.
24) Meisenheimer, J., Die Weinbergschnecke Helix pomatia L. Leipzig 1912.
25) Moynier de Villepoix, Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques. Journ. de l'anat. et de la physiol. T. 28. 1893.
26) Moquin-Tandon, Histoire naturelle des mollusques terrestres et fluviatiles de France. 2 vol. et atlas. Paris 1855.
27) Nalepa, A., Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren. Sitzungsber. Ak. Wiss. Wien. 87. 1883.
28) —— Die Interzellularräume des Epithels und ihre physiologische Bedeutung bei den Pulmonaten. Anz. Ak. Wiss. 1883. 24. — Sitzungsber. Ak. Wien. 88. 1884.
29) Nüsslin, O., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Karlsruhe 1879.
30) Pelseneer, P., Études sur les Gastropodes pulmonés. Mém. ac. roy. de Belgique. T. 54. 1901.
31) Plate, L., Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 4. 1891.
32) Rassbach, R., Beiträge zur Kenntnis der Schale und Schalenregeneration von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 103. Heft 3. 1912.
33) Sarasin, P., Über die Sinnesorgane und die Fußdrüse einiger Gastropoden. Arb. zool.-zoot. Instit. Würzburg. Bd. 6. 1884.
34) Schneider, Camillo, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.
35) Schulze, F. E., Epithel und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 3. 1867.
36) Semper, C., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 8. 1857.
37) Siebert, W., Das Körperepithel von Anodonta cellensis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 106. Heft 4. 1913.
38) Simroth, H., Die Sinneswerkzeuge unserer einheim. Weichtiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 26. 1876.
39) —— Die Fußdrüsen der Valvata piscinalis. Zool. Anz. Bd. 4. 1881.
40) Smidt, H., Die Sinneszellen der Mundhöhle von Helix. Anat. Anz. Bd. 16. 1899.

41) Smidt, H., Die intraepithelialen freien Nervenendigungen bei Helix und ihre Beziehungen zu Sinneszellen und Drüsen. Anat. Anz. Bd. 20. 1902.

42) Sochaczewer, D., Das Riechorgan der Landpulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35. 1880.

43) Stempell, W., Über die Bildungsweise und das Wachstum bei Muschel- und Schneckenschalen. Biolog. Zentralbl. Bd. 20. 1900.

44) Techow, G., Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei Gastropoden. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org. Bd. 31. Heft 2. 1910.

45) —— Zur Regeneration des Weichkörpers bei den Gastropoden. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org. Bd. 31. 1911.

Lebenslauf.

Als Sohn des Kaufmanns Reinhard Burkhardt wurde ich, Franz Otto Burkhardt, am 15. Juni 1889 in Stettin geboren. Bin preußischer Staatsangehöriger und evangelischer Konfession. Zunächst besuchte ich das Kgl. Marienstiftsgymnasium zu Stettin, darauf das Kgl. Gymnasium zu Dramburg i. Pom., wohin meine Eltern übersiedelten. Nachdem ich dort Ostern 1909 das Reifezeugnis erhalten hatte, bezog ich die Universität Erlangen, um Naturwissenschaften zu studieren, und weilte dort drei Semester. Das Wintersemester 1910/11 studierte ich in Berlin. Von Ostern 1911 ab studierte ich in Marburg, wo ich auf Anregung von Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. Korschelt die vorliegende Dissertation unternahm. Die mündliche Prüfung legte ich am 8. Juli 1914 ab. Seitdem bin ich, abgesehen von einer achtmonatlichen Militärzeit, wissenschaftlicher Hilfsarbeiter an der Abteilung für Pflanzenkrankheiten des Kaiser Wilhelms-Instituts für Landwirtschaft in Bromberg.

Meine Lehrer waren die Herren: Fleischmann, Zander, Solereder, Wiedemann, Lenk, Fischer, F. E. Schulze, Heymons, Holtermann, Korschelt, Harms, Meyer, Diels, Richarz, Feussner, F. A. Schulze, Neumann, Hensel.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.